昆虫学报 *Acta Entomologica Sinica*, February 2017, 60(2): 180 – 188　　doi:10.16380/j.kcxb.2017.02.007

对乙基多杀菌素中度抗性降低黄胸蓟马的适合度

付步礼[1]，李　强[1,3]，夏西亚[1,4]，唐良德[1]，邱海燕[1]，
谢艺贤[1]，曾东强[3]，刘　奎[1,2,*]

(1. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所，海口 571101；2. 农业部热带作物有害生物综合治理重点实验室，海口 571101；3. 广西大学农药与环境毒理研究所，南宁 530005；4. 华中农业大学植物科学技术学院，武汉 430070)

摘要：【目的】评估比较黄胸蓟马 *Thrips hawaiiensis* (Morgan) 乙基多杀菌素中等抗性种群与敏感种群的生物学特性，进一步明确黄胸蓟马对乙基多杀菌素的抗性规律及抗性风险，以阐明该虫的灾变规律并为其科学防治提供理论依据。【方法】采用群体淘汰法获得黄胸蓟马乙基多杀菌素中抗种群，并与实验室敏感种群比较，观察记录其种群生物学特征；组建抗性、敏感种群生命表，并计算种群相对适合度(R_f)。【结果】与敏感种群比较，黄胸蓟马中度抗乙基多杀菌素种群的幼期各历期均有不同程度延长，雌雄成虫寿命均显著缩短，且繁殖力明显降低。敏感种群的内禀增长率(r = 0.1753)和周限增长率(λ = 1.1916)均高于抗性种群(r = 0.1554, λ = 1.1681)，表明乙基多杀菌素产生中等抗药性降低了黄胸蓟马种群的适合度，使得该种群增殖能力减弱。中抗乙基多杀菌素种群的净生殖率(R_0)(44.12)低于敏感种群的 R_0(56.96)。中度抗乙基多杀菌素种群的平均世代周期(T = 24.37 d)显著长于敏感种群(T = 23.06 d)。以两种群的内禀增长率(r)计算得到的中度抗性种群的相对适合度(R_f) = 0.886。【结论】本研究明确了黄胸蓟马中度抗乙基多杀菌素种群繁殖力、种群增长受到抑制，具有生存劣势；但未来仍需长期追踪该抗性的演化。本研究同时指出以内禀增长率计算相对适合度的合理性。此外，本研究将存活率进行 Weibull 分布拟合，虽然决定系数很高，但拟合曲线仍有许多待商榷之处，需谨慎使用。

关键词：黄胸蓟马；乙基多杀菌素；抗药性；生物学；适合度代价

中图分类号：Q965.9　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2017)02-0180-09

Moderate resistance to spinetoram reduces the fitness of *Thrips hawaiiensis* (Thysanoptera: Thripidae)

FU Bu-Li[1], LI Qiang[1,3], XIA Xi-Ya[1,4], TANG Liang-De[1], QIU Hai-Yan[1], XIE Yi-Xian[1], ZENG Dong-Qiang[3], LIU Kui[1,2,*] (1. Environment and Plant Protection Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China; 2. Key Laboratory of Integrated Pest Management on Tropical Crops, the Ministry of Agriculture, Haikou 571101, China; 3. Institute of Pesticide and Environment Toxicology, Guangxi University, Nanning 530005, China; 4. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: 【Aim】 This study aims to compare the differences in demographic characteristics between susceptible and moderate spinetoram-resistant populations of *Thrips hawaiiensis* (Morgan), and to make clear the resistance regularity and resistance risk of this insect to spinetoram, so as to clarify its disaster rule and to provide theoretical basis for its scientific control. 【Methods】 The resistant population was developed by spinetoram selection, and compared with the susceptible population by using the age-stage, two-sex life table. Moreover, the relative fitness (R_f) was calculated based on the intrinsic rate of

基金项目：中央级科研院所基本业务费项目(2016hzs1J007)；海南省自然科学基金项目(20153066)；现代农业产业技术体系建设专项资(CARS-32-04)

作者简介：付步礼，男，1988 年生，云南丽江人，硕士，研究实习员，研究方向为农业昆虫学，E-mail：fubuli@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：lk0750@163.com

收稿日期 Received：2016-09-05；接受日期 Accepted：2017-01-03

increase. 【Results】 Compared with the susceptible population, the moderate spinetoram-resistant population had a longer duration of immature stages, shorter adult longevity and lower fecundity. The net reproductive rate R_0, intrinsic rate of increase r, finite rate of increase λ, and mean generation time T for the spinetoram-resistant population were 44.12 offsprings, 0.1554 d^{-1}, 1.1681 d^{-1}, and 24.37 d, respectively, while those for the susceptible population were 56.96 offsprings, 0.1753 d^{-1}, 1.1916 d^{-1}, and 23.06 d, respectively. Based on the R_0 values, the relative fitness of the spinetoram-resistant population was 0.886. 【Conclusion】This study revealed the biological fitness costs in *T. hawaiiensis* population with moderate resistance to spinetoram. It is suggested that the calculation of relative fitness should be based on the intrinsic rate of increase. Moreover, fitting the survival curve to Weibull distribution should be carried out with caution.

Key words: *Thrips hawaiiensis*; spinetoram; insecticide resistance; life table; fitness cost

黄胸蓟马 *Thrips hawaiiensis*(Morgan, 1913)(缨翅目:蓟马科),又名香蕉花蓟马、夏威夷蓟马,是一种常见的栖花害虫(Ostmark, 1974; 蔡云鹏等, 1992;曾鑫年和林进添, 1998)。该虫起源于环太平洋地区,广泛分布于亚洲热带、亚热带和北美南部,近年在欧洲的西班牙等地区已有记录(Reynaud and Balmes, 2008; Goldarazena, 2011)。日本学者 Murai 指出,因黄胸蓟马具有很高的适生性、繁殖力和扩散性,是一种潜在的危险性害虫(Murai, 2001)。在国外,该虫在日本的茶园(Murai, 2001)、弗罗里达州的柑桔园(Childers and Nakahara, 2006)、马来西亚的芒果(Aliakbarpour and Rawi, 2010)、印度卡纳塔卡和马哈拉施特拉邦的葡萄园内(Ranganath *et al.*, 2008)发生为害,并造成巨大的经济损失。在我国,该虫有进一步扩散的趋势,很可能成为众多果蔬花期的潜在害虫,目前是香蕉、芒果等主要支柱热带作物上最重要害虫之一(Wu *et al.*, 2014; 付步礼等, 2014, 2016a, 2016b, 2016c)。该虫在香蕉、芒果园中以花蕾为活动中心,一旦开花抽蕾由外界聚集扩散至花苞,短时期内蓟马数量迅速增加,以若虫、成虫锉吸危害花、叶、芽、嫩梢、幼果,影响作物健康生长;另以雌成虫产卵于幼嫩的花蕾和果实内为害,卵周围的植物组织细胞因受刺激,生长异常而膨大突起,受害的果实表现为果皮组织增生、木栓化,后期呈突起小黑斑(黑点),严重影响果实外观品质,降低果品的经济价值(蔡云鹏等, 1992; 曾鑫年和林进添, 1998; 张帆等, 2014; 付步礼等, 2014, 2016a, 2016b, 2016c)。

化学药剂仍是当前防治黄胸蓟马最重要的手段,但有报道称海南省香蕉黄胸蓟马部分田间种群的抗药性逐步发展(付步礼等, 2016a)。伴随着昆虫抗药性的发展,其种群生物学和生态学也会随之变异。在不同杀虫剂和不同选择强度下,不同种类抗性昆虫的生物学和生态学变化有所差异。大量研究表明,许多昆虫表现为幼虫历期、成虫寿命、繁殖力、存活等方面的适合度缺陷,即抗性昆虫种群的某些生物学特性、种群增殖力和竞争力被削弱,存在适合度代价(章玉苹等, 2009; Konopka *et al.*, 2012; Bara *et al.*, 2014; Ishtiaq *et al.*, 2014; Otali *et al.*, 2014; Zaka *et al.*, 2014; 李培征等, 2014)。但也有部分抗性昆虫却没有发生适合度代价,甚至有的抗性昆虫个体发育更快、体质更健壮,繁殖力更高(Bielza *et al.*, 2007; Vélez *et al.*, 2014; 陈郎杰等, 2015)。然而,目前对于黄胸蓟马抗药性种群生物学、生态学方面特性的研究,在国内外尚无报道。

乙基多杀菌素是由美国陶氏益农公司最新研发的一种多杀菌素类药剂,作用机理新颖独特,该药剂是为数不多的蓟马类害虫的高效新型杀虫剂(Thompson *et al.*, 2000; 陈国等, 2014; 谢丙堂等, 2015; 付步礼等, 2016b, 2016c)。对新型杀虫剂进行抗性适合度分析,可对抗性风险的正确评估及制订合理的抗性治理策略具有重要的现实意义。鉴于此,本文研究了黄胸蓟马抗乙基多杀菌素种群的生物学及生态学特性,揭示了该虫抗药性种群的生物学变化规律,为该药剂的科学合理使用及抗性治理等提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 虫源及饲养条件

供试黄胸蓟马虫源于 2015 年采自海南省澄迈县大拉镇水果场,将即将断蕾的香蕉花蕾带回实验室,挑取花蕾内黄胸蓟马成虫进行饲喂。试虫饲养方法采用寄主植物饲喂法,本研究以香蕉花瓣进行黄胸蓟马的继代饲养(付步礼等, 2014)。试虫饲养在圆柱形塑料管(TK943-Y, 50 mL)内进行,管底置

入纸巾片作为试虫蛹化、羽化场所,再放入 3 个新鲜香蕉花花瓣供试虫取食、产卵,最后用自制吸虫器吸取雌雄虫转移至管内,以脱脂棉团封口,如此组成黄胸蓟马饲养微环境。大批量饲养时,每饲养管内接入雌雄虫 20 对,每间隔 3 d 将成虫转移至另外塑料管,让其继续产卵繁殖,旧管内带有虫卵香蕉花瓣培养至成虫出现。每间隔 48 h 更换管内食物,放入新鲜香蕉花瓣,将已腐坏食物取出。如此重复,建立黄胸蓟马室内种群。试虫饲养环境为 PYX-400Q-A 人工气候培养箱,条件控制温度为 24 ±0.5℃,光周期为 16L: 8D,光照强度为 3 500 lx,相对湿度 75% ±2%。在本研究中,起始虫源数为 4 000 头成虫。

1.2 敏感种群的筛选和抗性种群的选育

从实验种群中分出一部分,起始数量约 2 000 头成虫,在室内不接触任何杀虫剂的条件下进行继代饲养。到本研究实验开始时,该种群已连续饲养至 20 代,作为敏感种群(susceptible population, S)。

另从实验种群分出一部分,起始数量约 4 000 头成虫,采用群体淘汰法,毒力测定采用下文 1.3 节的方法,以 60 g/L 乙基多杀菌素 SC(Spinetoram,商品名“艾绿士”,美国陶氏益农公司)进行抗性选育。以 50% 死亡率的剂量对子代试虫进行处理,48 h 后记录处理试虫的死亡率,随后将存活试虫转移至清洁的饲养管进行正常饲养。本研究将田间采集虫源命名为 G_0 代,从子代第一代即 G_1 代开始汰选,共进行至 20 代 17 次的汰选,获得抗性倍数为 19.42 倍的抗性种群(spinetoram-resistant population, R),表 1 提供了抗性选育相关信息。根据我国的抗药性划分标准,本实验抗性种群已达中度抗性水平,可作为中抗乙基多杀菌素实验种群。

1.3 毒力测定

毒力测定采用叶管药膜法(TIBS)(Alfredo and Anthon, 2003),并稍加改进(付步礼等, 2014)。第一,制备药液。将药剂用足量丙酮及清水稀释至若干浓度梯度,并加入少许 Triton X-100 使药液充分混匀。第二,制备药膜管。用移液枪吸取 1 mL 药液至 5 mL 离心管内(离心管管壁扎有若干细孔),往复摇动 5 min,让药液在管内着药均匀,后将多于药液倾出,将着药管在室内自然晾干。第三,浸花瓣。将摘除雌雄蕊的香蕉花瓣浸入药液中 10 s,取出室内自然晾干,然后将花瓣转移至相应的药膜管内,组成叶管药膜。第四,转移试虫。用自制吸虫器吸取黄胸蓟马 2 龄若虫转移至上药膜管内,培养观察。

1.4 幼虫发育历期及存活测定

在一玻璃培养瓶(直径 10 cm,高 15 cm)中放入 20 个新鲜香蕉花花瓣,后选取每一种群黄胸蓟马 300 头雌雄虫至于玻璃瓶内,任其交配产卵。8 h 后移去成虫,将带卵的香蕉花瓣分别转移至 20 个塑料管(TK943-Y, 50 mL)内,在 1.1 节培养条件下饲养,直至若虫出现。卵历期记录为成虫产卵至卵孵出若虫时间。黄胸蓟马产卵于植物组织内,在植物表皮上可形成卵点,用体视显微镜可观察卵的孵化情况,统计其存活率。每种群处理观察 50 个卵。

将初孵化的黄胸蓟马 1 龄若虫单头移入玻璃管(直径 2 cm,高 5 cm),管内放入去除雄雌蕊的香蕉花瓣,供其取食,用 Parafilm 膜封口,以防试虫逃逸,在 1.1 节培养条件下饲养。每 48 h 更换食物。每天记录若虫期、蛹期的发育情况和存活情况,直至成虫羽化,从而计算化蛹率、羽化率。每种群处理观察 50 头样虫。

1.5 成虫寿命、繁殖力、子代性比测定

将不同种群中刚羽化成虫进行配对,每对雌雄成虫放置于一玻璃管(直径 2 cm,高 5 cm),管内放入去除雄雌蕊的香蕉花瓣,供其取食、产卵,用 Parafilm 膜封口,每 48 h 更换食物,直至成虫全部死亡为止。在 1.1 节培养条件下饲养,每天观察记录成虫的存活情况。由于黄胸蓟马雌成虫产卵于植物组织内,不便观察和统计其产卵量,本研究采用初孵 1 龄若虫数反映真实繁殖力情况(即单雌产 1 龄若虫数)。同时根据两种群卵的存活率,可以推测其产卵量情况(即单雌产卵量)。更换出来的带卵香蕉花瓣,用 1.1 节的方法进行饲养,直至成虫出现,统计子代雌、雄虫数。

1.6 存活曲线拟合 Weilbull 分布

采用 Pinder 等(1978)将存活率曲线拟合 Weibull 分布,公式为 $S_p(t) = \exp[-(t/b)^c]$, b 和 c 均大于 0。其中 $S_p(t)$ 表示年龄 t 时的存活率,b 为尺度参数,c 为形状参数。当 $c>1$ 时,符合存活曲线为Ⅰ型,表示该种群在该龄期绝大多数个体均能实现其平均寿命,待达到其固有的寿命时才死亡;当 $c=1$ 时,符合存活曲线为Ⅱ型,则表示该种群在不同的时间维持同样的死亡率,亦即同一时间内死亡数相等;当 $c<1$ 时,符合存活曲线为Ⅲ型,表示该种群在前期有极高的死亡率,未达到平均寿命就大量死亡。

1.7 生命表组建

在一玻璃培养瓶(直径 10 cm,高 15 cm)中放入

50 个新鲜香蕉花花瓣，后选取每一种群黄胸蓟马 300 头雌雄虫至于玻璃瓶内，任其交配产卵。8 h 后移去成虫，将带卵的香蕉花瓣分别转移至 50 个塑料管（TK943-Y，50 mL）内，在 1.1 节培养条件下饲养。分别选取每一黄胸蓟马种群 50 个卵点，每天 9∶00 连续观察、记录其一生的发育历期、存活及成虫寿命、繁殖力情况。

参照 Chi 和 Liu（1985）及 Chi（1988）两性生命表理论，组建黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群与敏感种群的两性生命表。其中 l_x 指从卵发育至年龄 x 的存活率，$l_x=\Sigma s_{xj}$，s_{xj} 为新生个体从出生后存活到年龄 x 龄期 j 的概率；m_x 表示种群在相年龄 x 的平均产卵量，$m_x=\Sigma s_{xj}f_{xj}/s_{xj}$，$f_{xj}$ 表示个体在年龄 x 龄期 j 的产卵数；再由 Euler-Lotka 公式 $\sum_{x=0}^{\infty}e^{-r(x+1)}l_x m_x=1$ 计算内禀增长率（intrinsic rate of increase，r），此公式之年龄 x 从 0 起计（Goodman，1982）；净增殖率（net reproductive rate，R_0），平均世代历期（mean generation time，T），周限增长率（finite rate of increase，λ）之公式分别为 $R_0=\sum_{x=0}^{\infty}l_x m_x$，$T=(\ln R_0)/r$，以及 $\lambda=e^r$。

1.8　相对适合度测定

本研究分别使用内禀增长率（r）与净增殖率（R_0）计算黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群的相对适合度值（relative fitness，R_f）。计算公式：R_f = 中抗种群 R 的数值/敏感种群 S 的数值。若 R_f 值大于 1，表明试虫产生抗性后繁殖力增强；若 R_f 值小于 1，则显示中抗种群存在适合度降低。

1.9　数据分析

图表绘制采用 SigmaPlot。数据处理与分析均采用年龄-龄期两性生命表分析软件（TWOSEX-MSChart）（Chi，2016）。采用 Paired bootstrap test 比较黄胸蓟马乙基多杀菌素中抗种群与敏感种群的种群参数的差异显著性。

2　结果

2.1　黄胸蓟马对乙基多杀菌素的抗性选育

表 1 显示了黄胸蓟马对乙基多杀菌素的抗性选育结果。经过 20 代 17 次 4 轮的汰选，黄胸蓟马对乙基多杀菌素的抗性达到初始种群的 19.42 倍，其中 LC_{50} 从初始种群的 0.48 mg/L 增加至第 20 代的 9.32 mg/L。表明经 20 代选育，黄胸蓟马对乙基多杀菌素已产生了较明显的中等抗性水平，符合中等抗性实验种群。

表 1　黄胸蓟马对乙基多杀菌素的抗性选育

Table 1　Resistance selection of *Thrips hawaiiensis* against spinetoram

选育代数 Generations of selection	试虫数 N	LC_{50} (mg/L)	95% 置信区间 95% CL	抗性倍数 Resistance ratio
0	4 000	0.48	0.36 – 0.64	1.00
1	2 500	0.99	0.66 – 1.48	2.06
2	2 000	1.27	0.80 – 2.00	2.65
3	2 000	2.02	1.40 – 2.92	4.21
4	–	–		–
5	3 000	1.61	1.17 – 2.20	3.35
6	2 500	2.22	1.56 – 3.15	4.63
7	2 000	3.16	1.98 – 5.05	6.58
8	1 500	3.91	2.93 – 5.20	8.14
9	1 500	5.22	4.36 – 6.25	10.88
10	–	–		–
11	3 500	4.25	3.60 – 5.02	8.85
12	2 500	5.96	4.82 – 7.37	12.42
13	2 000	6.18	5.20 – 7.34	12.87
14	2 000	7.19	5.80 – 8.91	14.98
15	–	–		–
16	3 000	5.12	4.26 – 6.14	10.67
17	2 500	7.66	5.90 – 9.96	15.96
18	2 500	7.82	6.66 – 9.19	16.29
19	2 000	8.39	7.07 – 9.94	17.48
20	1 500	9.32	7.57 – 11.49	19.42

2.1　中抗与敏感种群生长发育和存活差异

与黄胸蓟马敏感种群相比，中抗乙基多杀菌素种群的幼期各发育历期均有不同程度延长。卵历期分别为 3.12 和 3.50 d，若虫发育历期分别为 3.79 和 4.38 d；敏感种群的蛹历期为 5.29 d，而中抗乙基多杀菌素种群的蛹历期显著延长为 6.03 d。综合来看，敏感种群的未成熟期为 12.20 d，抗性种群的未成熟期显著延长，为 13.97 d，表明黄胸蓟马对乙基多杀菌素产生中等抗性，使得该抗性种群的发育历期延长，发育速率减缓。存活情况分析，黄胸蓟马敏感、抗性种群的绝大多数卵能存活并完成孵化，孵化率均超 90%，处理间在化蛹率、羽化率上均无显著性差异（表 2）。

2.2　抗乙基多杀菌素种群和敏感种群主要生物学参数差异

黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群（R）与敏感种群（S）的成虫寿命、繁殖力结果见表 3。与敏感种群相比，中抗种群的成虫寿命均有所缩短，其中敏感种群的雌成虫总寿命为 24.30 d，中抗种群则显著缩短为 20.89 d；两种群的雌成虫产卵前期（APOP），无显著性差异；而敏感种群的总产卵前期（TPOP）为

14.52 d,显著短于中抗种群为 16.70 d;而敏感种群的产卵期(19.67 d)显著长于中抗种群(16.78 d);两种群的雄虫寿命分别为 14.21 d 和 12.77 d,具显著性差异。表明黄胸蓟马对乙基多杀菌素产生中等抗性后,该抗性种群的雌雄虫寿命均有缩短。

从两种群的繁殖力来看,敏感种群的单雌产卵量为 105.48 粒,抗性种群则显著下降为 81.70 粒。表明黄胸蓟马对乙基多杀菌素产生中等抗性后,降低了该抗性种群的繁殖力。

表 2 黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群与敏感种群的幼期发育历期、化蛹率和羽化率

Table 2 Developmental duration, pupation rate and emergence rate of the susceptible and spinetoram-resistant populations of *Thrips hawaiiensis*

种群 Population	发育历期 Developmental duration (d)				卵孵化率(%) Egg hatching rate	若虫化蛹率(%) Pupation rate	成虫前期存活率(%) Preadult survival rate
	卵 Egg	若虫 Nymph	蛹 Pupa	未成熟期 Immature stage			
敏感种群 Susceptible population	3.12 ± 0.08 b	3.79 ± 0.10 b	5.29 ± 0.10 b	12.20 ± 0.16 b	96.00 ± 2.77 a	88.00 ± 4.61 a	82.00 ± 5.42 a
n	48	42	41	41	50	42	50
抗性种群 Spinetoram-resistant population	3.50 ± 0.09 a	4.38 ± 0.10 a	6.03 ± 0.11 a	13.97 ± 0.19 a	96.00 ± 2.76 a	88.00 ± 4.59 a	80.00 ± 5.70 a
n	48	42	40	40	50	42	50
P	0.02	<0.001	<0.001	<0.001	1	1	0.798

数据为平均值 ± 标准误,同一列数据后具不同小写字母者表示在 0.05 水平上差异显著(Paired bootstrap test);下表同。Data in the table are means ± *SE*. Different letters in the same column indicate significant difference at the 0.05 level (Paired bootstrap test). The same for the following tables.

表 3 黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群与敏感种群的产卵前期、总产卵前期、产卵期、雌雄虫寿命与繁殖力

Table 3 Adult preoviposition period, total preoviposition period, oviposition period, female and male adult longevity, and average fecundity of the susceptible and spinetoram-resistant populations of *Thrips hawaiiensis*

种群 Population	成虫产卵前期(d) Adult preoviposition period (APOP)	总产卵前期(d) Total preoviposition period (TPOP)	产卵期(d) Oviposition period	雌虫寿命(d) Female longevity	雄虫寿命(d) Male longevity	繁殖力(单雌产卵量) Fecundity (number of eggs laid per female) (*F*)
敏感种群 Susceptible population	2.37 ± 0.11 a	14.52 ± 0.24 a	19.67 ± 0.21 a	24.30 ± 0.25 a	14.21 ± 0.33 a	105.48 ± 1.56 a
n	27	27	27	27	14	27
抗性种群 Spinetoram-resistant population	2.30 ± 0.10 a	16.70 ± 0.25 b	16.78 ± 0.38 a	20.89 ± 0.38 b	12.77 ± 0.34 b	81.70 ± 2.18 b
n	27	27	27	27	13	27
P	0.633	<0.001	<0.001	<0.001	0.004	<0.001

从年龄-龄期存活率(图 1)也可以看出中抗乙基多杀菌素种群的各发育历期有不同程度延长。敏感种群的成虫羽化出现较早,而抗性种群的成虫出现较晚。从年龄特征存活率-繁殖力特征图,可以看出两种群的日产卵动态规律及试虫存活情况(图 2)。黄胸蓟马敏感种群、中抗乙基多杀菌素种群的日产卵动态比较均匀一致,均呈开始产卵后短时间内即进入产卵盛期,继而产量达到高峰,之后产卵量波动下降的趋势。敏感种群的产卵峰值较高,净增殖率($l_x m_x$ 曲线下面积)显著高于中抗种群。

由图 2 可知,与敏感种群相比,中抗种群试虫各虫态存活率下降较快。对存活率(l_x)进行 Weibull distribution 拟合,建立存活曲线拟合方程(表 4,图 2)。黄胸蓟马敏感、中抗种群方程的形状参数 c 值分别为 3.05 和 3.06,均大于 1,符合存活曲线基本模型中的 I 型,表明这两个种群的大多数昆虫均能实现其平均寿命,待达到固有的寿命时才死亡。虽然两拟合曲线的决定系数都很高,但却与实际存活率有许多差异,例如:第 39 天时,实际存活率均为 0,但拟合曲线的存活率仍将近 20%,拟合曲线也不能正确描述各龄期存活率的变化差异。

表 4　黄胸蓟马敏感与中抗乙基多杀菌素种群存活曲线拟合 Weibull 方程的相关参数

Table 4　Parameters of Weibull equations to simulate the survival curves of the susceptible and spinetoram-resistant populations of *Thrips hawaiiensis*

种群 Population	尺度参数(b) Scale parameter	形状参数(c) Shape parameter	决定系数(R^2) Coefficient of determination
敏感种群 Susceptible population	34.01 ±0.86	3.05 ±0.33	0.863
抗性种群 Spinetoram-resistant population	32.41 ±0.71	3.06 ±0.30	0.897

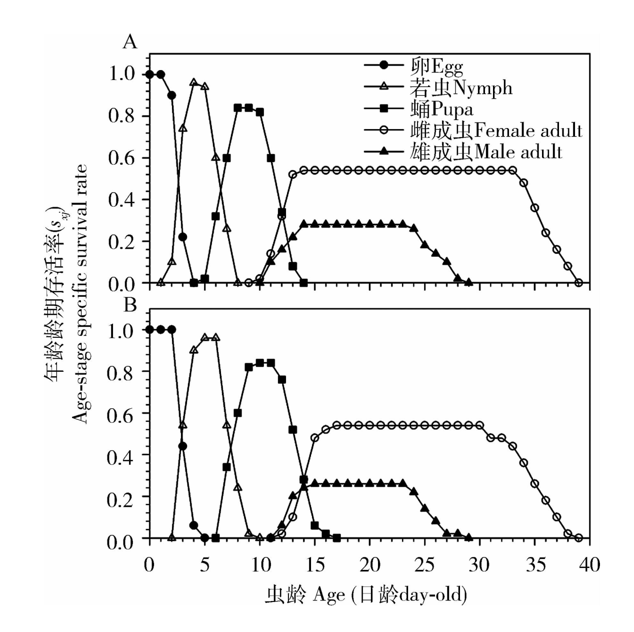


图 1　黄胸蓟马敏感种群(A)与中抗乙基多杀菌素种群(B)的年龄-龄期存活率(s_{xj})

Fig. 1　Age-stage survival (s_{xj}) of the susceptible population (A) and the spinetoram-resistant population (B) of *Thrips hawaiiensis*

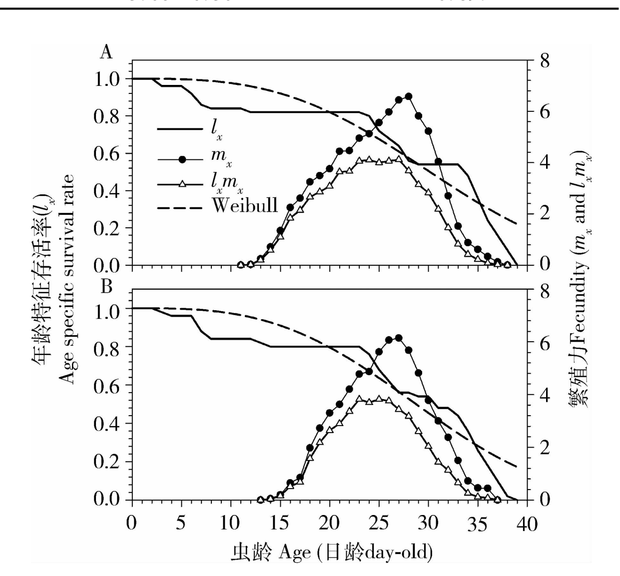


图 2　黄胸蓟马敏感种群(A)与中抗乙基多杀菌素种群(B)的年龄特征存活率(l_x)、繁殖力(m_x)、净生育(l_xm_x)和 Weibull 拟合分布型

Fig. 2　Age specific survival (l_x), fecundity (m_x), net maternity (l_xm_x) and fitted Weibull distribution of the susceptible population (A) and the spinetoram-resistant population (B) of *Thrips hawaiiensis*

2.3　两种群实验种群生命表及相对适合度

黄胸蓟马两种群参数见表 5。敏感种群的净增殖率(R_0 = 56.96)与中抗种群(R_0 = 44.12)无显著差异,但敏感种群的内禀增长率(r = 0.1753)与周限增长率(λ = 1.1916)均显著高于中抗种群(r = 0.1554, λ = 1.1681),此结果表明黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群的种群增殖潜力明显低于敏感种群外,同时也暗示净增殖率不适于比较种群间的相对适合度。敏感、中抗种群的平均世代周期(T)分别为 23.06 d 和 24.37 d,表明抗性种群的平均世代周期显著增长。两种群的平均繁殖率与净增殖率的关系均符合 Chi (1988)的结论,即 $R_0 = (N_f/N)F$,其中 N 为生命表实验开始时虫数(本文中两种群的 N 均为 50),N_f 为自 N 中羽化的雌成虫数。

基于内禀增长率(r)计算得出中抗种群的相对适合度为 0.886,基于净增殖率(R_0)计算得出中抗种群的相对适合度为 0.775,两者均表明黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群表现出明显的繁殖不利性。然而,由于内禀增长率与周限增长率为最重要的种群增长参数,而净增殖率却无法正确反映种群增长速率,笔者建议用内禀增长率或周限增长率以计算种群的适合度更为科学。

3　讨论

具抗药性昆虫的生物学、生态学等指标将会发生变异,这些变化因昆虫种类、杀虫剂类型等作用因子差异,而表现出不同的变化。诸多研究均表明,抗药性昆虫存在某些生物学特性被削弱以及种群增殖力、生命力等降低的适合度缺陷现象(Konopka *et al*., 2012; Bara *et al*., 2014; Ishtiaq *et al*., 2014; Otali *et al*., 2014; Zaka *et al*., 2014)。本研究在获得一个具中等抗性水平的黄胸蓟马抗乙基多杀菌素

表 5 种群生命表参数及利用内禀增长率(r)与净增殖率(R_0)计算抗性种群的相对适合度

Table 5 Population parameters of the susceptible and spinetoram-resistant populations of *Thrips hawaiiensis* and the relative fitness calculated by using the intrinsic rate of increase (r) and the net reproductive rate (R_0)

种群 Population	净生殖率 R_0	内禀增长率 r	周限增长率 λ	平均世代周期 T	$R_{f,r}$	R_{f,R_0}
敏感种群 Susceptible population	56.96 ±7.54 a	0.1753 ±0.0066 a	1.1916 ±0.0.0079 a	23.06 ±0.29 a	1.000	1.000
抗性种群 Spinetoram-resistant population	44.12 ±5.85 b	0.1554 ±0.0060 b	1.1681 ±0.0070 b	24.37 ±0.26 b	0.886	0.775
P	0.181	0.028	0.028	0.001	–	–

$R_{f,r}$, R_{f,R_0}: 分别表示使用内禀增长率(r)与净增殖率(R_0)计算黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群的相对适合度 The relative fitness values calculated by using the intrinsic rate of increase (r) and the net reproductive rate (R_0), respectively.

种群的基础上,系统分析比较敏感与抗性种群的生物学特性差异。结果显示,与敏感种群相比,黄胸蓟马抗乙基多杀菌素种群的幼期发育历期有所延长,成虫寿命缩短,繁殖力下降,净生殖率和内禀增长率等种群参数也均明显低于敏感种群,这些结果均表明抗性种群的生命力与繁殖力减小,种群增长较慢;适合度结果也表明黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群存在适合度代价,该抗性种群的生存与发展存在劣势。

乙基多杀菌素是一种全新的第二代多杀菌素类药物,目前被广泛用于蓟马类害虫的防治,蓟马对该药剂的抗药性问题成为关注焦点。本项目组前期研究发现海南省部分地区的香蕉黄胸蓟马田间种群对乙基多杀菌素仍处于敏感状态,但抗性水平有所上升(付步礼等, 2016a);另外,万岩然等(2016)报道北京、云南地区西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 田间种群对乙基多杀菌素的抗性高达 7 730 倍。本项目组室内抗性选育研究表明黄胸蓟马对乙基多杀菌素具有一定的抗性风险(未发表数据)。

本研究首次报道发现黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群存在适合度代价。抗药性昆虫的适合度缺陷可作为防治策略和抗药性治理的重要依据和现实意义。由于存在适合度代价的抗性种群,其生命力与繁殖力相对较弱,停止用药后,抗性种群可能会被自然淘汰而灭绝。因此笔者建议,在已对乙基多杀菌素产生一定抗性的香蕉黄胸蓟马田间种群可以暂停使用该药,或在作物的同一生长季节,应避免重复使用该药,同时建议乙基多杀菌素与其他杀虫剂轮用、混用的方式来延缓抗性的发生。对此,有研究表明,新型杀虫剂 240 g/L 螺虫乙酯 SC 和 10% 溴氰虫酰胺 OD 对黄胸蓟马具有良好的防效(付步礼, 2016c),可作为轮用药剂;另外,乙基多杀菌素分别与啶虫脒、毒死蜱复配,在室内对黄胸蓟马表现出良好的增效作用(付步礼等, 2016b),可进行复配开发,对乙基多杀菌素进行抗性治理。

适合度代价与昆虫种类密切相关,抗药性昆虫对多杀菌素的适合度分析已有相关报道。Wyss 等(2003)、杨捷等(2004)、Li 等(2007)和李培征等(2014)报道烟青虫 *Heliothis virescens*,小菜蛾 *Plutella xyllostella* 和桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 对多杀菌素的抗性存在生物适合度代价,但 Bielza 等(2007)发现西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 多杀菌素抗性品系中不存在生物适合度代价。另外,抗药性昆虫的生物学变化与其自身抗药性水平密切相关,陈朗杰等(2015)系统比较桔小实蝇敏感、中抗和高抗敌百虫品系的生物学差异,发现中抗品系种群的繁殖力和种群世代增长量受到明显抑制,而高抗品系种群的增长潜力更大。这说明随着抗药性发展,部分抗药性昆虫愈加适应相关药剂下生态环境,使其种群不断扩增,导致害虫再猖獗风险。因此,对抗药性昆虫进行全面的种群生物学、生态学研究尤为重要,这对提出科学合理的抗性治理策略意义重大。

Lewis(1942)称周限增长率为"the true rate of increase",Birch(1948)称内禀增长率为"the true intrinsic capacity of the organism to increase", Leslie(1945)也指出内禀增长率与周限增长率对评估种群增长的重要性;Lewontin(1965)指出成虫寿命对种群增长的意义重大。从内禀增长率与周限增长率的公式中可以看出,年龄(x)是变量,能反映存活率与繁殖率的时间(年龄)效果,而净增殖率的公式中 x 只是指数,不能反映出时间(年龄)的效果,因此不能正确反映种群的增长速率。Lewontin (1965)的相关概念也说明,一般从成虫羽化开始计算成虫产卵前期(两性生命表中称为 APOP)是无法正确反映繁殖率开始的时间(年龄)效果,而总产卵前期(TPOP) 才能正确反映繁殖率开始的时间(年龄)效果。另外,昆虫生命表相关论文中常可见到净增殖率高,但内禀增长率较低的报道。例如,Yang 和 Chi (2006)中 25℃的 *Bemisia argentifolii* 的净增殖率 R_0 (63.8)高于 30℃的 R_0(46.6),但 25℃的内禀增长率 r (0.1469 d^{-1})低于 30℃的 r (0.1745 d^{-1})。许乐园等(2015)表明,麦长管蚜 22℃的 R_0(14.11)与

25℃的 R_0(12.27)无显著差异,但25℃的 r (0.16 d^{-1})显著高于22℃的 r (0.20 d^{-1})。因此,笔者建议用内禀增长率或周限增长率计算种群的适合度更为科学合理。

综合本研究结果,可做以下结论:(1)本研究初步明确了黄胸蓟马中抗乙基多杀菌素种群的生物学特征变化,同时需长期追踪该抗性的演化发展,并进一步探究高抗水平下的黄胸蓟马种群特征,以全面阐明其抗性规律;(2)昆虫生命表研究涵盖整个生活史的各细节,较适于评估与比较抗药性种群的适合度,但黄胸蓟马对乙基多杀菌素抗性的内在机制尚不清楚,需要从生理生化、遗传和基因水平进行更深入的研究;(3)本研究明确指出在比较种群的适合度时,应该以内禀增长率或周限增长率计算更为科学合理,另外 Weibull 分布拟合存活曲线会与实际情况出现一定的偏差,应谨慎使用。

致谢　全体作者特向土耳其 Ömer Halisdemir University 的齐心教授致以最诚挚的谢意与敬意,齐老师对该论文数据分析、图表制作、结果和讨论方面均给予热情指导与慷慨相助,作者从中获益匪浅,亦倍受感激。

参考文献(References)

Alfredo R, Anthony MS, 2003. Development of a bioassay system for monitoring susceptibility in *Thrips tabaci*. *Pest Manag. Sci.*, 59 (5): 553-558.

Aliakbarpour H, Rawi CS, 2010. Diurnal activity of four species of thrips (Thysanoptera: Thripidae) and efficiencies of three nondestructive sampling techniques for thrips in mango inflorescences. *J. Econ. Entomol.*, 103(3): 631-640.

Bara JJ, Montgomery A, Muturi EJ, 2014. Sublethal effects of atrazine and glyphosate on life history traits of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasitol. Res.*, 113(8): 2879-2886.

Bielza P, QuintoV, Contreras J, 2007. Resistance to spinosad in the western flower thrips *Frankliniella occidentalis* (Pergande), in greenhouses of south-eastern Spain. *Pest Manag. Sci.*, 63(7): 682-687.

Birch LC, 1948. The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *J. Anim. Ecol.*, 17: 15-26.

Cai YP, Huang MD, Chen XP, 1992. Occurrence and damage of *Thrips hawaiiensis* in banana orchards. *Chinese Journal of Entomology*, 12 (4): 231-237. [蔡云鹏, 黄明道, 陈新评, 1992. 香蕉园内花蓟马之发生及其为害. 中华昆虫, 12(4): 231-237]

Chen G, Zhu Y, Zhao J, Yang T, Zhang Y, Wu YL, 2014. Residue and decline dynamics of spinetoram in paddy water, soil and rice straw. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 16(2): 153-158. [陈国, 朱勇, 赵健, 杨挺, 张艳, 吴银良, 2014. 乙基多杀菌素在稻田水、土壤和水稻植株中的残留及消解动态. 农药学学报, 16(2): 153-158]

Chen LJ, Liu X, Wu SJ, Zhu YF, Zeng L, Lu YY, 2015. A comparative study of the population biology of trichlorfon-resistant strains of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritdae). *Acta Entomologica Sinica*, 58(8): 864-871. [陈朗杰, 刘昕, 吴善俊, 朱弋凡, 曾玲, 陆永跃, 2015. 桔小实蝇抗敌白虫品系的实验种群生物学比较研究. 昆虫学报, 58(8): 864-871]

Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26-34.

Chi H, 2016. TWOSEX-MSChart: A Computer Program for the Age-Stage, Two-Sex Life Table Analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan, China. Available at: http://140.120.197.173/Ecology/.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica*, 24 (2): 225-240.

Childers CC, Nakahara S, 2006. Thysanoptera (thrips) within citrus orchards in Florida: species distribution, relative and seasonal abundance within trees, and species on vines and ground cover plants. *J. Insect Sci.*, 6: 1-19.

Fu BL, Liu JF, Qiu HY, Tang LD, Lin J, Zeng DQ, Xie YX, Liu K, 2016a. Monitoring insecticide resistance in field populations of *Thrips hawaiiensis* (Morgan) in Hainan. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(2): 403-410. [付步礼, 刘俊峰, 邱海燕, 唐良德, 林军, 曾东强, 谢艺贤, 刘奎, 2016a. 海南省香蕉黄胸蓟马田间种群的抗药性监测. 应用昆虫学报, 53(2): 403-410]

Fu BL, Tang LD, Liu JF, Qiu HY, Zhang RM, Zeng DQ, Liu K, 2016b. Co-toxicity of spinetoram with other four insecticides against *Thrips hawaiiensis* (Morgan). *Plant Protection*, 42(4): 221-225. [付步礼, 唐良德, 刘俊峰, 邱海燕, 张瑞敏, 曾东强, 刘奎, 2016b. 乙基多杀菌素与4种杀虫剂复配对黄胸蓟马的联合毒力. 植物保护, 42(4): 221-225]

Fu BL, Tang LD, Qiu HY, Liu JF, Zhang RM, Zeng DQ, Xie YX, Liu K, 2016c. Screening of high effect and low toxicity insecticides for controlling *Thrips hawaiiensis* Morgan. *Journal of Fruit Science*, 33 (4): 257-267. [付步礼, 唐良德, 邱海燕, 刘俊峰, 张瑞敏, 曾东强, 谢艺贤, 刘奎, 2016c. 黄胸蓟马高效低毒防治新型药剂的筛选研究. 果树学报, 33(4): 257-267]

Fu BL, Zeng DQ, Liu K, Qiu HY, Tang LD, Xie YX, 2014. Effect of three bioassay methods on toxicity of insecticides against larvae of *Thrips hawaiiensis*. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 30(13): 309-312. [付步礼, 曾东强, 刘奎, 邱海燕, 唐良德, 谢艺贤, 2014. 3种生物测定方法对香蕉花蓟马毒力测定的影响. 中国农学通报, 30(13): 309-312]

Goldarazena A, 2011. First record of *Thrips hawaiiensis* (Morgan, 1913) (Thysanoptera: Thripidae) an Asian pest thrips in Spain. *EPPO*

Bulletin, 41(2): 170 – 173.

Goodman D, 1982. Optimal life histories, optimal notation, and the value of reproductive value. *Am. Nat.*, 119: 803 – 823.

Ishtiaq M, Razaq M, Saleem MA, Anjum F, Noor Ul Ane M, Raza AM, Wright DJ, 2014. Stability cross-resistance and fitness costs of resistance to emamectin benzoate in a re-selected field population of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Crop Protection*, 65: 227 – 231.

Konopka JK, Scott IM, McNeil JN, 2012. Costs of insecticide resistance in *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Econ. Entomol.*, 105(3): 872 – 877.

Leslie PH, 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183 – 212.

Lewis EG, 1942. On the generation and growth of a population. *Sankhya*, 6: 93 – 96.

Lewontin RC, 1965. Selection for colonizing ability. In: Baker HG, Stebbins GL eds. The Genetics of Colonizing Species. Academic Press, SanDiego, CA. 77 – 94.

Li PZ, Lu YY, Liang GW, Zeng L, 2014. Fitness cost of *Bactrocera dorsalis* (Hendel) strain resistant to spinosad. *Journal of Environmental Entomology*, 36(1): 67 – 70. [李培征, 陆永跃, 梁广文, 曾玲, 2014. 桔小实蝇抗多杀霉素的生物适合度代价. 环境昆虫学报, 36(1): 67 – 70]

Li XT, Huang QC, Yuan JZ, Tang ZH, 2007. Fipronil resistance mechanisms in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* Walker. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 89: 169 – 174.

Murai T, 2001. Development and reproductive capacity of *Thrips hawaiiensis* (Thysanoptera: Thripidae) and its potential as a major pest. *Bull. Entomol. Res.*, 91(3): 193 – 198.

Ostmark HE, 1974. Economic insect pests of banana. *Annu. Rev. Entomol.*, 19: 161 – 176.

Otali D, Novak RJ, Wan W, Bu S, Moellering DR, De Luca M, 2014. Increased production of mitochondrial reactive oxygen species and reduced adult life span in an insecticide-resistant strain of *Anopheles gambiae*. *Bull. Entomol. Res.*, 104(3): 323 – 333.

Pinder JE III, Wiener JG, Smith MH, 1978. The Weibull distribution: a new method of summarizing survivorship data. *Ecology*, 59(1): 175 – 179.

Ranganath HR, Kumar NK, Kumar V, 2008. Thrips species composition on grapes in Karnataka and Maharashtra. *J. Hortic. Sci.*, 3(2): 172 – 175.

Reynaud PV, Balmes JP, 2008. *Thrips hawaiiensis* (Morgan, 1913) (Thysanoptera: Thripidae) an Asian pest thrips now established in Europe. *EPPO Bulletin*, 38(1): 155 – 160.

Thompson GD, Dutton R, Sparks TC, 2000. Spinosad – a case study: an example from a natural products discovery programme. *Pest Manag. Sci.*, 56(8): 696 – 702.

Vélez AM, Spencer TA, Alves AP, Crespo ALB, Siegfried BD, 2014. Fitness costs of Cry1F resistance in fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*. *J. Appl. Entomol.*, 138(5): 315 – 325.

Wan YR, He BQ, Yuan GD, Wei GS, Wu QJ, 2016. Development of resistance to spinosyns in populations of western flower thrips in Beijing and Yunnan. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(2): 396 – 402. [万岩然, 何秉青, 苑广迪, 魏国树, 吴青君, 2016. 北京和云南地区西花蓟马对多杀菌素类药剂产生抗药性. 应用昆虫学报, 53(2): 396 – 402]

Wu Y, Liu K, Qiu HY, Li FJ, Cao Y, 2014. Polymorphic microsatellite markers in *Thrips hawaiiensis* (Thysanoptera: Thripidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 49: 619 – 622.

Wyss CF, Young HP, Shukla, Roe RM, 2003. Biology and genetics of a laboratory strain of the tobacco budworm, *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae), highly resistant to spinosad. *Crop Prot.*, 22(2): 307 – 314.

Xie BT, Zhang LL, Wang BJ, Liang GM, 2015. Effects of spinetoram on detoxifying enzyme and acetylcholin esterase activity in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(3): 600 – 608. [谢丙堂, 张丽丽, 王冰洁, 梁革梅, 2015. 乙基多杀菌素对棉铃虫解毒酶和乙酰胆碱酯酶活性的影响. 应用昆虫学报, 52(3): 600 – 608]

Xu LY, Mi Y, Lu H, Sun L, Chen ZZ, Yu JF, Xu YY, 2015. The age-stage life tables of *Sitobion avenae* (Fabricius) at different temperatures. *Acta Phytophylacica Sinica*, 41(6): 674 – 679. [许乐园, 米勇, 卢虹, 孙蕾, 陈珍珍, 于金凤, 许永玉, 2015. 麦长管蚜在不同温度下的年龄原龄期生命表. 植物保护学报, 41(6): 674 – 679]

Yang J, Li ZM, Liu YQ, Liu SS, 2004. Comparison of low temperature tolerance between spinosad resistant and susceptible strains of diamondback moth. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 6(2): 25 – 31. [杨捷, 李增梅, 刘银泉, 刘树生, 2004. 小菜蛾抗多杀菌素和敏感品系耐低温能力的比较. 农药学学报, 6(2): 25 – 31]

Yang TC, Chi H, 2006. Life tables and development of *Bemisia argenftolii* (Homoptera: Aleyrodidae) at different temperatures. *J. Econ. Entomol.*, 99: 691 – 698.

Zaka SM, Abbas N, Shad SA, Shah RM, 2014. Effect of emamectin benzoate on life history traits and relative fitness of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Phytoparasitica*, 42(4): 493 – 501.

Zeng XN, Lin JT, 1998. Hazards and prevention of *Thrips hawaiiensis*. *Plant Protection*, 24(6): 15 – 17. [曾鑫年, 林进添, 1998. 黄胸蓟马对香蕉的危害及其防治. 植物保护, 24(6): 15 – 17]

Zhang F, Fu BL, Liu K, Qiu HY, Wu Y, 2014. The effect of temperature on the development and survival of *Thrips hawaiiensis* (Morgan). *Acta Ecologica Sinica*, 34(14): 3895 – 3899. [张帆, 付步礼, 刘奎, 邱海燕, 伍祎, 2014. 温度对香蕉花蓟马发育和存活的影响. 生态学报, 34(14): 3895 – 3899]

Zhang YP, Lu YY, Zeng L, Liang GW, 2009. Population life parameters and relative fitness of alpharmethrin-resistant *Bactrocera dorsalis* strain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20(2): 381 – 386. [章玉苹, 陆永跃, 曾玲, 梁广文, 2009. 桔小实蝇抗高效氯氰菊酯品系种群生命参数与相对适合度. 应用生态学报, 20(2): 381 – 386]

(责任编辑: 赵利辉)